



Características evolutivas en *Prosopis* spp.: citogenética, genética e hibridaciones

Evolutionary characteristics of Prosopis spp.: cytogenetic, genetic and hybridizations

María Laura Fontana^{1,2,5}, Víctor Ramón Pérez³ & Claudia Verónica Luna^{1,4}

Resumen

Prosopis es un género dentro del clado Mimosoid caracterizado por las disyunciones que presentan sus actuales áreas de distribución y las dificultades para esclarecer su filogenia. Este trabajo presenta un análisis bibliográfico actualizado sobre las características evolutivas, citogenéticas, genéticas e hibridaciones del género. Los datos disponibles sugieren que divergió tempranamente en varios linajes principales, aunque dentro de algunos de ellos han ocurrido episodios recientes de especiación parcial. La forma en que se distribuye la variabilidad genética dentro y entre poblaciones depende, entre otros factores, del sistema reproductivo y la estrategia adaptativa. La estructura de las poblaciones, a su vez, establece restricciones a los procesos evolutivos tendientes a la adaptación creciente al ambiente y/o la diferenciación específica. Es un género esencialmente diploide ($2n = 28$) pero se ha informado poliploidía y frecuentes procesos de hibridación e introgresión interespecífica. La alta similitud genética y cromosómica entre las distintas especies del género permite la obtención de híbridos viables, reforzando la idea de que algunas especies del género están evolutivamente activas, y pone de manifiesto las dificultades que esto ocasiona en el tratamiento taxonómico y la filogenia del grupo.

Palabras clave: algarrobo, botánica, mezquite, sistemática, taxonomía.

Abstract

Prosopis is a primitive genus in the Mimosoid's clade characterized by disjunctions in its distribution areas and the difficulty in establishing its phylogeny. This paper presents an updated literature review on the evolutionary, cytogenetic, genetic and hybridization characteristics of the genus. The available data suggest that it diverged early in several major lineages, although in some of them recent episodes of partial speciation have occurred. Genetic diversity within and between populations depends on the reproductive system and adaptive strategies, among other factors. Populations' structure also sets restrictions to evolutive processes leading to the increasing adaptation to the environment and/or specific differentiation. It is an essentially diploid genus ($2n = 28$) never the less polyploidy and frequent processes of interspecific hybridization and introgression have been informed. High genetic and chromosomal similarity between species of the genus allows the generation of viable hybrids, reinforcing the idea that some species are evolutionarily active and highlights the difficulties this causes in the taxonomic treatment and the phylogeny of the group.

Key words: carob tree, botany, mesquite, systematic, taxonomy.

Introducción

La variación de caracteres tales como hojas, frutos y metabolitos secundarios ha dado idea de la variabilidad intra e interespecífica tanto en el fenotipo como en el genotipo; la variación genética

detectada mediante isoenzimas indica que muchas especies de *Prosopis* son polimórficas, aunque algunas de ambientes extremos, de áreas aisladas o taxa que recientemente han experimentado explosiones poblacionales mostraron niveles

¹ Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional del Nordeste, Cátedra de Silvicultura, Sgto. Cabral 2131, Corrientes Capital, Argentina.

² Estación Experimental Agropecuaria Sáenz Peña, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Ruta Nacional 95, Km 1108, Presidencia Roque Sáenz Peña, Chaco, Argentina.

³ Universidad Nacional de Formosa, Facultad de Recursos Naturales, Cátedra de Silvicultura, Av. Gutnisky 3200, Formosa Capital, Argentina.

⁴ Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE-CONICET), Sgto. Cabral 2131, Corrientes Capital, Argentina.

⁵ Autor para la correspondencia: lfontana@agr.unne.edu.ar

comparativamente bajos de variación genética (Tapia Pastrana *et al.* 1999). Estos fenómenos sustentarían la idea de que *Prosopis* es un antiguo género que divergió tempranamente en varios linajes principales, pero que dentro de algunos de ellos han ocurrido episodios recientes de especiación parcial (Burkart & Simpson 1977).

La forma en que se distribuye la variabilidad genética dentro y entre poblaciones depende, entre otros factores, del sistema reproductivo y la estrategia adaptativa. La estructura de las poblaciones, a su vez, establece restricciones a los procesos evolutivos tendientes a la adaptación creciente al ambiente y/o la diferenciación específica (Saidman *et al.* 2000).

La hibridación es un hecho posible entre especies de *Prosopis* dentro de cualquier sección del género (Pasicznik *et al.* 2001) apareciendo como un proceso inducido bajo ciertas condiciones ambientales naturales (Vega & Hernandez 2005) o perturbaciones antrópicas (Ferreya *et al.* 2013), sin embargo, éste fenómeno no se ha observado entre especies de diferentes secciones (Hunziker *et al.* 1986). La hibridación interespecífica ocurre entre las especies de la sección *Strombocarpa* en Norte y Sudamérica (Burkart 1976) y también es común dentro de la sección *Algarobia*, donde se evidencia la mayor variabilidad (Saidman *et al.* 2000).

En el presente trabajo se realizó un análisis a partir de bibliografía existente, de las características evolutivas, citogenéticas, genéticas e hibridaciones del género *Prosopis* a la fecha.

Revisión Bibliográfica y Discusión

Los distintos sistemas de clasificación se originaron históricamente a base de criterios fenéticos, es decir, caracteres compartidos por los diferentes taxa. Por ejemplo, un grupo de especies con un conjunto de características en común se considera como un género. Cuando Charles Darwin (1872) da a conocer su teoría de la evolución, llegan a su fin los Sistemas Naturales y surgen los sistemas modernos que se basan principalmente en criterios filogenéticos (a veces conocido como un árbol evolutivo), donde los taxa se clasifican en base a un análisis de las características. No obstante, las clasificaciones filogenéticas tienen semejanza con los sistemas fenéticos porque los taxa que comparten varias características (*i.e.*, fenéticamente similares) frecuentemente tienen relación evolutiva. El proceso de elaboración de sistemas de clasificación es constante y dinámico,

por lo que se ha desarrollado una secuencia histórica a partir de Teofrasto (370–285 a.C.), mientras que la época tradicional comenzó con las obras de Linneo (1707–1778) (Killen *et al.* 1993). Actualmente, los sistemas de clasificación botánica más utilizados son los de Hutchinson (1973) y Cronquist (1981); en su mayor parte, los dos están basados en el esquema filogenético propuesto originalmente por Charles E. Bessey (1845–1915). Los esquemas de Eichler (1875–1878) y Prantl y Engler (1894–1897, 1924–1980) forman parte de la fase histórica de los sistemas filogenéticos y son los sistemas en los cuales se basa el ordenamiento de las colecciones en muchos herbarios (Lawrence 1951; Killeen *et al.* 1993); Walters y Keil (1996) mencionan que la clasificación de Engler (1892) -basada principalmente en rasgos morfológicos de acceso relativamente sencillo a través de una lupa y un microscopio- es el método más ampliamente adoptado hasta la fecha.

Fue Carl von Linneo quien describió al género *Prosopis* L. publicándolo en *Systema Naturae* ed. 12 2: 282, 293 en el año 1767 (1767, citado en Missouri Botanical Garden 2016). Este hecho ocurre durante el período de los Sistemas Naturales y para la clasificación del reino vegetal Linneo sigue su sistema sexual, en el que las especies con el mismo número de estambres se incluyen en el mismo grupo; en este documento se detalla Nombre: *Prosopis* L., Grupo: dicotiledónea, Familia: Fabaceae y el Rango taxonómico: género. Esta fue la información que se dio a conocer cuando por vez primera se identificaba a *Prosopis spicigera* L. como individuo tipo del género.

Clasificación taxonómica

Existen distintos métodos de clasificación taxonómica; en esta exposición, se presenta el marco taxonómico evaluado mediante los sistemas desarrollados por Engler (1892) y Cronquist (1981) (Tab. 1), ambos muy difundidos y de los más empleados en la literatura que data desde aproximadamente el 2009 hacia atrás. No obstante, la clasificación propuesta por el Angiosperm Phylogeny Group (APG IV 2016) es la más actual y emplea para la clasificación bases científicas modernas como datos moleculares y su análisis filogenético. Este sistema resulta menos ortodoxo pues sólo abarca categorías taxonómicas desde especie hasta orden; a los grupos de categorías superiores a orden se los denomina con el nombre “informal” de clado. En este contexto, el género *Prosopis* pertenece al clado Mimosoid de la

Tabla 1 – Clasificación taxonómica de *Prosopis* spp. basada en los sistemas desarrollados por Engler, Cronquist, Angiosperm Phylogeny Group (APG IV) y Legume Phylogeny Working Group.**Table 1** – Taxonomic classification of *Prosopis* spp. based on systems developed by Engler, Cronquist, Angiosperm Phylogeny Group (APG IV) and Legume Phylogeny Working Group (LPWG).

Sistemas de clasificación		
Basados en criterios filogenéticos:		Basados en criterios moleculares:
Engler	Cronquist	APG IV y LPWG*
	<i>Division</i>	
Angiospermae	Magnoliophyta	Clado Eudicots
	<i>Clase</i>	Clado Core Eudicots
Dicotyledoneae	Magnoliosidae	Clado Superrosidae
	<i>Subclase</i>	Clado Rosidae
Archichlamydeae	Rosidae	
	<i>Orden</i>	<i>Orden</i>
Fabales	Fabales	Fabales
	<i>Familia</i>	<i>Familia</i>
Leguminosae	Leguminosae	Leguminosae
	<i>Subfamilia</i>	<i>Subfamilia*</i>
Mimosoideae	Mimosoideae	Caesalpinioideae
	<i>Tribu</i>	<i>Clado*</i>
Adenanthereae	----	Mimosoid
	<i>Género</i>	<i>Género</i>
<i>Prosopis</i>	<i>Prosopis</i>	<i>Prosopis</i>

* Las categorías por debajo de “orden” en los sistemas basados en criterios moleculares provienen de la clasificación del LPWG (2017).

* Categories below “order” in systems based on molecular criteria come from the LPWG classification (2017).

Fuente: Engler (1892), Cronquist (1981), Angiosperm Phylogeny Group (APG IV - 2016) y Legume Phylogeny Working Group (2017).

Source: Engler (1892), Cronquist (1981), Angiosperm Phylogeny Group (APG IV - 2016) and Legume Phylogeny Working Group (2017).

subfamilia Caesalpinioideae (Legume Phylogeny Working Group 2017), familia Fabaceae, del orden Fabales perteneciente al clado Core Eudicotiledoneas o Eudicotiledóneas esenciales (Angiosperm Phylogeny Group 2016; Legume Phylogeny Working Group 2017) (Tab. 1). La sistemática filogenética indica que el género se trataría de un grupo no natural ya que las especies que lo integran no forman un grupo monofilético (Bessegá *et al.* 2006; Catalano *et al.* 2008). El nombre *Prosopis* seleccionado por Linneo tiene origen en el griego antiguo pero su acepción varía: Burkart (1976) lo definió como una especie de fruta espinosa como las cabezuelas de *Arctium lappa* L. (Asteraceae syn. Compositae); Allen y

Allen (1981) le dieron el significado de “bardana” refiriéndose al igual que Burkart a un tipo de planta espinosa (*A. lappa*) no relacionada con *Prosopis* y Perry (1998) se basó en la etimología definiendo el término como “hacia la abundancia”, de las palabras griegas *pros* que significa hacia y *Opis* esposa de Saturno, la diosa griega de la abundancia y la agricultura.

Origen y distribución

Prosopis es un género primitivo dentro del clado Mimosoid, particular en virtud de las disyunciones que presentan sus actuales áreas de distribución y las dificultades para esclarecer su filogenia (Tapia Pastrana *et al.* 1999);

probablemente se originó en África tropical, donde actualmente persiste *P. africana*, la especie menos especializada y más mesófila (Burkart 1976). El nombre *Prosopis* fue dado al género por Linneo en 1767 para describir la única especie que en el momento conocía, *Prosopis spicigera* Linnaeus, hoy sinónimo con *P. cineraria* (L.) Druce, la especie tipo del género (Barros 2010).

Según Burkart (1976) y Rzedowski (1988), a finales del Mesozoico o comienzos del Terciario, los antecesores de *Prosopis* pudieron migrar mediante un puente terrestre desde el centro de África hacia el este y oeste. La evolución de diversos linajes del género se debió realizar al promoverse una mejor funcionalidad en distintos hábitats, preferentemente en aquellos con características de aridez, considerando que su distribución ecogeográfica actual corresponde principalmente a ambientes de matorrales xerófilos (Burkart 1976; Rzedowski 1988). Tapia Pastrana *et al.* (1999) mencionan que, por la existencia de especies endémicas tanto en el norte como en el sur del continente, la presencia de *Prosopis* en América es muy antigua. Los patrones de distribución no excluyen la posibilidad de una flora desértica común ancestral para ambas Américas que posteriormente se separó en dos centros: uno mexicano-texano y otro que actualmente comparten Argentina, Paraguay y Chile (Burkart 1976; Burghardt & Espert 2004). Lavin y Luckow (1993) indican según la teoría boreotropical que muchas especies cruzaron directamente de África a Norteamérica antes de extenderse hacia el sur. Sin embargo, parece probable que el *Prosopis* ancestral cruzó a América del Sur y se extendió a América del Norte antes de que los dos centros se separaran (Simpson 1977). Actualmente se han descrito 45 especies (Burkart 1987; Palacios & Brizuela 2005) de gran importancia en la composición arbórea y arbustiva de zonas áridas y semiáridas de América, Norte de África, Sudoeste de Asia e India (Leakey & Last 1980). En el continente americano se ubican entre los 37° de latitud norte y los 48° de latitud sur, desde el sudoeste de Estados Unidos a lo largo de los Andes hasta Chile central y Argentina, donde habitan la mayor cantidad de especies (27 especies y 19 variedades) (Palacios & Brizuela 2005) distribuidas en mayor parte en la provincia Chaqueña y en el norte de la provincia del Monte (Steibel & Troiani 1999). Se ha sugerido que este país es el principal centro de dispersión de *Prosopis* en América y que el mexicano-texano es secundario (Tapia Pastrana *et al.* 1999). El análisis

de reconstrucción biogeográfica DIVA (dispersal-vicariance analysis) y el patrón de distancias genéticas indicarían que el área ancestral para las especies americanas abarcaría desde el suroeste de Estados Unidos hasta el centro y norte de Argentina; sucesivos eventos de vicariancia dividirían esta área y episodios de dispersión a larga distancia (mediados por aves) llevaron a recolonizaciones del Norte a América del Sur y viceversa (Bessega *et al.* 2006). No obstante, la influencia humana - que incluye introducciones intencionales, invasiones de malezas y deforestación durante los últimos 500 años - ha alterado significativamente la distribución de especies de *Prosopis*, determinando su desaparición en ciertas áreas así como su inserción en India, Pakistán y Australia (Fig. 1a,b).

Características morfológicas

El clado Mimosoid está anidado dentro de la subfamilia Cesalpinioideae, la que incluye a todas las leguminosas con hojas bipinnadas y la mayoría que poseen nectarios extraflorales en el peciolo y el raquis. Este clado cuenta con más de 3.300 especies y resulta morfológicamente muy distintivo con flores radialmente simétricas con aestivación valvada del cáliz y la corola. Típicamente, las flores se combinan en inflorescencias de espato o capito; a menudo éstas a su vez se combinan en inflorescencias compuestas (por ejemplo, una panícula de cabezas globosas) (Legume Phylogeny Working Group 2017). Dentro del clado Mimosoid se ubican todos los géneros previamente asignados a la subfamilia Mimosoideae y además se incorpora al género *Chidlowia* (anteriormente incluso en la subfamilia Caesalpinioideae) (Manzanilla & Bruneau 2012).

Las especies de *Prosopis* se distinguen de los otros géneros del clado Mimosoid por sus vainas carnosas indehiscentes y la liberación de polen en granos individuales (Folliot & Thames 1983). Es un género de árboles y arbustos que se caracterizan por el follaje plumoso resultante de sus hojas bipinnadas con numerosos folíolos pequeños y pequeñas flores actinomorfas y pentámeras, amarillas (o blancas) reunidas en espigas o cabezuelas elipsoides a globosas de ubicación axilar. En su mayoría son espinosos y tienen vainas subcilíndricas, gruesas o comprimidas, rectas, arqueadas o en espiral, indehiscentes y de mesocarpio carnoso que van desde el color amarillo hasta el negro y las valvas nunca se separan de forma natural, ya sea del árbol o una vez caído (Burkart 1976, 1987; Pasiecznik *et al.* 2004).

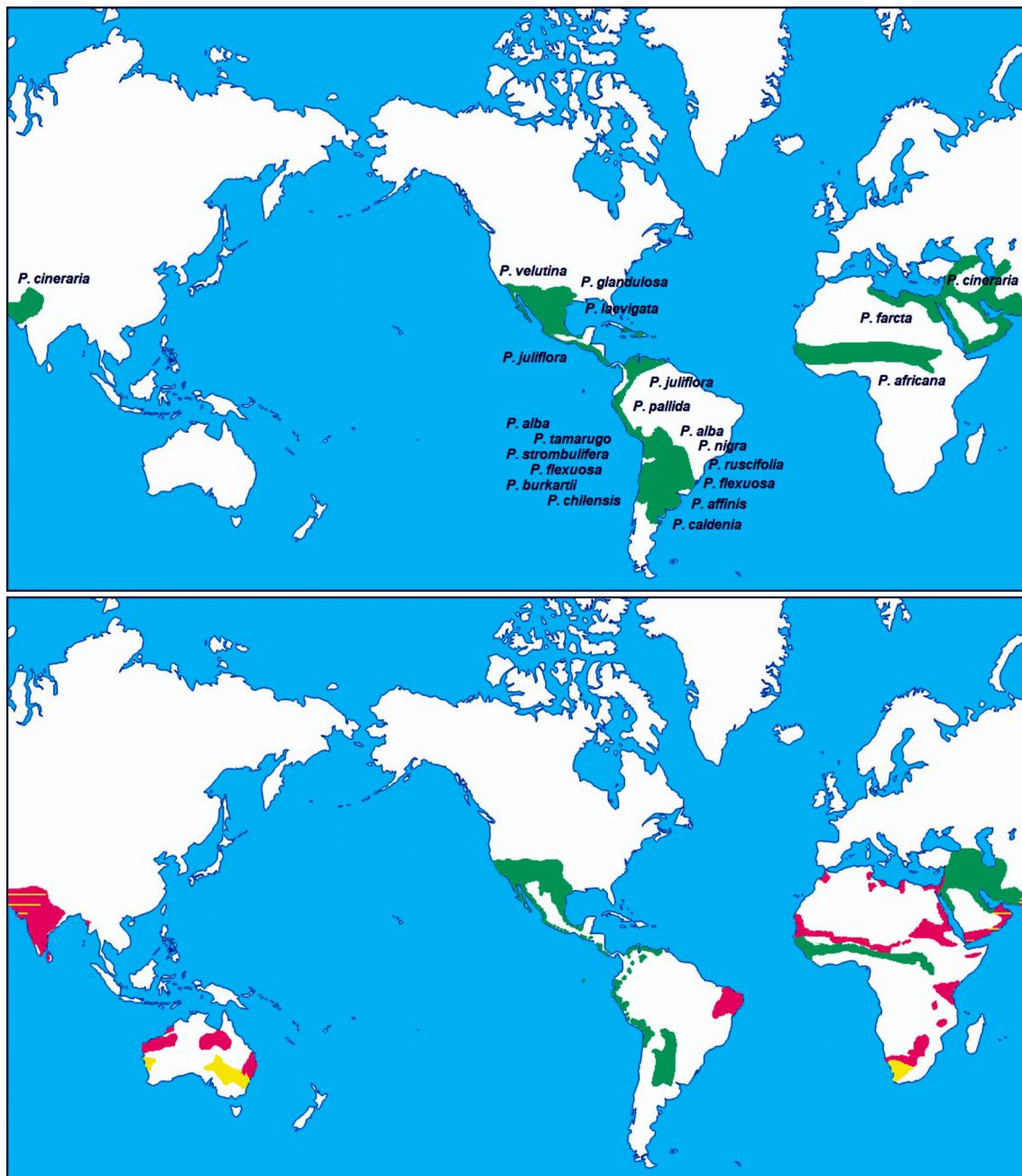


Figura 1 – a. distribución natural del género *Prosopis* y principales especies; b. distribución actual del género y principales especies: (verde) nativo, (rojo) introducido *P. juliflora*-*P. pallida*, (amarillo) introducido *Prosopis* spp. Fuente: Barros 2010. **Figure 1** – a. natural distribution of *Prosopis* genus and main species; b. genus and main species current distribution: (green) native, (red) introduced *P. juliflora* *P. pallida*, (yellow) introduced *Prosopis* spp. Source: Barros 2010.

Secciones del género *Prosopis*

Sobre la base de las diferencias en las características florales y vegetativas, Burkart (1976) definió los límites genéricos y dividió al género en cinco secciones que se distinguen

básicamente por la presencia, tipo y distribución de espinas y, dentro de la sección Algarobia, identificó 6 series (Tab. 2). Bessega *et al.* (2005) refieren que si bien numerosos estudios evalúan la relación entre las especies de *Prosopis* éstos solo se basan

Tabla 2 – Clasificación de Burkart (1976) mostrando sección y serie de 44 especies y 27 variedades del género *Prosopis*.
Table 2 – Burkart's classification (1976) showing section and series of 44 species and 27 varieties of *Prosopis* genus.

Sección	Serie	Especies y variedades
Prosopis Arbustos o pequeños árboles, con espinas internodulares. SO de Asia y N de África.		<i>P. cineraria</i> (L.) Druce <i>P. farcta</i> (Solander ex Russell) Mac Bride <i>P. farcta</i> (Solander ex Russell) Mac Bride var. <i>farcta</i> var. <i>glabra</i> Burkart <i>P. koelziana</i> Burkart
Anonychium Árboles sin espinas. África Tropical.		<i>P. africana</i> (Guill., Perr. & Rich.) Taubert
Strombocarpa Árboles y arbustos con espinas foliares, estípulas lignificadas, rectas, en pares divergentes, tamaño variable.	Strombocarpae SO de Estados Unidos y desde México hasta Chile.	<i>P. strombulifera</i> (Lam.) Bentham var. <i>strombulifera</i> var. <i>ruiziana</i> Burkart <i>P. reptans</i> Bentham var. <i>reptans</i> var. <i>cinerascens</i> (A. Gray) Bentham <i>P. abbreviata</i> Bentham <i>P. torquata</i> (Cavanilles ex Lagasca) DC. <i>P. pubescens</i> Bentham <i>P. palmeri</i> S. Watson <i>P. burkartii</i> Muñoz
	Cavencarpae Sudamérica.	<i>P. ferox</i> Grisebach <i>P. tamarugo</i> F. Philippi
Monilicarpa Espinaxilares, solitarias, pequeñas. O de Argentina		<i>P. argentina</i> Burkart
Algarobia Árboles, arbustos, raramente subarbustos, con espinas, raramente sin ellas. Espinas caulinares, axilares uninodales, solitarias o frecuentemente en pares. Zonas más cálidas y secas de América.	Sericanthae Con espinas axilares y terminales. Argentina y Paraguay.	<i>P. sericantha</i> Gillies ex Hooker & Arnott <i>P. kuntzei</i> Harms
	Ruscifoliae Con espinas axilares, uninodales, solitarias. Chaco Argentina y Paraguay.	<i>P. ruscifolia</i> Grisebach <i>P. fiebrigii</i> Harms <i>P. vinalillo</i> Stuckert <i>P. hassleri</i> Harms var. <i>hassleri</i> var. <i>nigroides</i> Burkart

Fuente: Barros 2010.

Source: Barros 2010.

en análisis fenéticos de algunas de las series y secciones y no valoran la naturaleza de los límites genéricos al excluir individuos de grupos externos (*out-groups*). En este sentido, los resultados obtenidos por Catalano *et al.* (2008) sugieren que *Prosopis* no sería monofilético ya que las secciones americanas del género (Strombocarpa, Algarobia y Monilicarpa) estarían más relacionadas con *Xerocladia viridiramis* (género monotípico del

Sur de África) que con representantes de *Prosopis* del Viejo Mundo.

Mientras que los límites genéricos y la división en secciones son generalmente aceptados; hay debates en cuanto a la variedad en términos de especies como Burkart definió (Joseau *et al.* 2013). Pasiiecznik *et al.* (2001) mencionan que de las escuelas existentes, históricamente la taxonomía de Burkart ha dominado; en ella

las diferencias morfológicas observadas entre poblaciones de *Prosopis* han sido asignadas al rango de especie o variedad. Los últimos 10 años un punto de vista taxonómico alternativo se ha vuelto más prominente: la aplicación de la taxonomía numérica y el análisis molecular; ello sugiere que varias de las especies y variedades de Burkart son genéticamente muy similares y que su rango debería hacerlo reducirse a subespecies o razas geográficas. A diferencia de lo observado en Algarobia, las especies estudiadas de *Strombocarpa* están muy diferenciadas genéticamente entre sí. Sólo dos especies de esta sección, *P. reptans* y *P. strombulifera*, son muy afines entre sí, y, por una serie de criterios independientes, se sugiere que podrían constituir variedades o subespecies más que especies (Hunziker *et al.* 1986; Saidman *et al.* 1996). Las especies estudiadas de *Strombocarpa* y la única especie de *Monilicarpa*, *P. argentina*, se diferencian claramente de las de Algarobia (Saidman *et al.* 2000).

Las 6 series que Burkart (1976) separó por diferencias vegetativas dentro de la sección Algarobia no han sido en su totalidad confirmadas en trabajos recientes (Pasicznik *et al.* 2001) y la relación entre las especies aún está en debate. Existen registros de hibridación entre especies de las series Pallidae, Ruscifoliae y Chilenses en zonas simpátricas (Hunziker *et al.* 1986) pero no con especies de la serie Sericanthae; por otra parte la información sobre híbridos de especies de las series Denudans y Humiles es escasa; esto sugiere que la habilidad para hibridar no es una característica extendida en toda la sección Algarobia (Catalano *et al.* 2008). Bessega *et al.* (2005) informan que las series de la sección Algarobia no están apoyadas por estudios isoenzimáticos y por lo tanto no conformarían grupos naturales; en su análisis *P. kuntzei* se diferencia tanto de las restantes especies de Algarobia como de *P. reptans* (*Strombocarpa*) o de *P. argentina* (*Monilicarpa*), lo que sugiere que esta especie podría ser incluida en una sección diferente.

La revisión realizada en la monografía “The *Prosopis juliflora* - *Prosopis pallida* Complex” permite entender que éstas 5 secciones son el resultado de numerosas modificaciones que inician con la incorporación - hecha por De Candolle en 1825 - de las especies americanas al género *Prosopis* y la asignación de las especies asiáticas a la sección Adenopsis, posteriormente transformada en la sección *Prosopis* (Burkart 1976). Nuevos géneros fueron compuestos y renombrados, así

en 1845 denominan *Strombocarpa* al género *Spirolobium* y el género *Neltuma* pasa a llamarse *Algarobia* en 1839, antes de que ambos fueran asignados al rango sub-genérico y constituyeran secciones en el género *Prosopis*. La sección africana *Anonychium* ha permanecido sin respuesta desde el año 1842 (Bentham 1842) y, en las Américas, la sección *Monilicarpa* fue la última en ser aceptada, intermedia entre las dos secciones grandes, *Algarobia* y *Strombocarpa*, donde se ha producido la mayor confusión taxonómica. El estudio realizado por Bessega *et al.* (2005) sobre variabilidad y relaciones fenéticas entre especies de secciones presentes en Argentina estableció la existencia de un grupo con alta variabilidad genética que involucró a todas las especies de la sección Algarobia (*P. glandulosa*, *P. velutina*, *P. flexuosa*, *P. ruscifolia*) excepto a *P. kuntzei* y otro grupo con baja variabilidad representado por *P. argentina* (*Monilicarpa*) y *P. reptans* (*Strombocarpa*).

Estas diferencias estarían relacionadas con el sistema reproductivo, las estrategias adaptativas o la historia evolutiva. Así, las especies de Algarobia con alta variabilidad presentaron polinización libre, sistemas de auto-incompatibilidad y, además, hibridación en etapas tempranas de la diversificación que habrían promovido la evolución reticulada y aumentado la capacidad de invasión. La baja variabilidad de *P. kuntzei* se debería a que esta especie no está involucrada en eventos de hibridación natural y, si este fenómeno desempeñó un papel en la evolución temprana de la especie, su variabilidad podría haberse erosionado rápidamente.

Prosopis argentina, especie aislada y endémica de Argentina, presentaría baja variabilidad a consecuencia de su alta especialización. En cambio, la capacidad de propagarse vegetativamente y la posibilidad de autofecundación de *P. reptans* indicarían que su baja variabilidad resultaría del efecto fundador asociado con la colonización y cierto grado de endogamia (Saidman *et al.* 1996).

Las similitudes obtenidas mediante isoenzimas coinciden con las relaciones entre las tres secciones basadas en motivos morfológicos (Burkart 1976). *Prosopis argentina* (*Monilicarpa*) y *P. reptans* (*Strombocarpa*) se diferencian claramente entre sí y de especies de Algarobia. Hunziker *et al.* (1986) y Saidman *et al.* (1996) ya señalaban que las secciones Algarobia y *Strombocarpa* aparecían bien diferenciadas pues

el proceso de especiación así como las estrategias de adaptación en estos grupos parecieran ser bien diferentes. La sección *Monilicarpa* presenta un origen y afinidad con las secciones *Algarobia* y *Strombocarpa* que son inciertos.

Temporalmente, la divergencia entre las secciones americanas habría ocurrido en el Oligoceno, con una reciente diversificación dentro de cada grupo en el Mioceno Tardío; en el Plioceno se habrían iniciado grandes modificaciones del conjunto formado por especies de las series *Chilenses*, *Pallidae*, y *Ruscifoliae*. Se propone un control climático del fenómeno fundamentado en la coincidencia de la diversificación de los principales linajes del Nuevo Mundo con la propagación de las zonas áridas en las Américas (Catalano *et al.* 2008).

Sin duda alguna, la taxonomía del género resulta compleja (Karlín 1988; Gómez-Sosa & Palacios 1994) debido a la gran variación fenotípica dentro de las especies y por la frecuente hibridación natural que ocurre entre ellas.

Verga (2005a) sostiene que el algarrobo se trata de un complejo sistema de especies taxonómicas entrelazadas entre sí que determinan un sinnúmero de formas que ocupan diversos nichos en Argentina, Paraguay, Bolivia, Chile y Perú; se muestra prácticamente sin solución de continuidad desde el punto de vista tanto geográfico como morfológico y adaptativo, y desde el punto de vista evolutivo todo el conjunto podría definirse como una unidad a escala continental.

Mediante taxonomía numérica basada en rasgos de hoja y fruto Verga *et al.* (2009) encontraron al estudiar poblaciones naturales de algarrobo de las regiones fitogeográficas Chaqueña y Espinal Norte que a determinado grado de diferenciación morfológica es posible separar grupos, que por sus distancias genéticas obtenidas con marcadores moleculares, alcanzan niveles entre ecotipos y sub-especies. Los resultados de este trabajo mostraron que las diferencias morfológicas no son netas, los ambientes donde se distribuyen se superponen en algunas áreas y existen zonas donde aparecen como simpátricos. La diferenciación entre los grupos aparece con características continuas, donde tanto la morfología de los individuos, como las condiciones ambientales que ocupan, presentan en buena parte toda una gama de formas intermedias que conectan a los grupos en cuestión. Sin embargo los núcleos de cada grupo son perfectamente diferenciables entre sí y poseen características propias.

Citogenética e hibridaciones

La citogenética brinda valiosos aportes para la resolución de problemas taxonómicos, evolutivos y aplicados, contribuyendo al conocimiento del origen y evolución de distintos grupos. Dado que los cromosomas son guías de afinidades filogenéticas e indicadores de las clasificaciones sistemáticas es importante analizar, mediante técnicas de citogenética clásica y molecular (FISH, GISH), las características del cariotipo, el comportamiento meiótico en híbridos y poliploides, y la variación intra e interespecífica en el tamaño del genoma. Asimismo los estudios citogenéticos permiten realizar valiosos aportes al conocimiento de los mecanismos de aislamiento reproductivo y modos de especiación en plantas (Poggio *et al.* 2008). Estos autores reconocen que todas las especies estudiadas hasta el momento de la subfamilia del clado Mimosoid poseen genomas pequeños (*Prosopis*, *Acacia*: 200 Mbp a 500 Mbp/1C).

En el clado Mimosoid, ocurrió un evento principal de evolución del número cromosómico de 14 a 13. No obstante, es importante mencionar que en Mimosae hay representantes genéricos con $n = 14$ como *Prosopis* y *Neptunia* (Poggio *et al.* 2008). Es interesante el análisis filogenético de la variación cromosómica en *Prosopis* ($2n = 28$), el cual fue considerado un paleopoliploide ($x = 7$) donde frecuentemente ocurren procesos de hibridación e introgresión interespecífica (Hunziker *et al.* 1975; Naranjo *et al.* 1984; Hunziker *et al.* 1986). Muchos de los datos disponibles hasta la fecha sugieren que *Prosopis* es esencialmente un género diploide (Burkart 1976; Pasicznik *et al.* 2001), pero se ha informado poliploidía (Cherubini 1954; Hunziker *et al.* 1975; Burkart 1976). Trenchard *et al.* (2008) analizaron mediante citometría de flujo material proveniente de América e India y hallaron especies diploides ($2n = 2x = 28$) y tetraploides ($2n = 4x = 56$). Los autores concluyen, en concordancia a lo enunciado por Harris *et al.* (2003), que *P. juliflora* es la única especie tetraploide y que los ejemplares triploides ($2n = 3x = 42$) descubiertos son casos excepcionales resultantes de la hibridación de *P. juliflora* (tetraploide) con un diploide, posiblemente *P. pallida* o *P. chilensis*, que ocurren en las áreas de recolección del material analizado.

Roig (1993) propone que el proceso evolutivo del género se evidencia en las bioformas (espinas, hojas y frutos) y que la especiación se habría producido en las zonas periféricas al conquistar nuevos nichos. La variabilidad de los caracteres - en todos los niveles - y la existencia de híbridos

interespecíficos permiten reconocer la importante variabilidad en la base genética salvaje.

La variación genética se puede introducir en una población por cruzamiento, hibridación y subsiguiente retrocruzamiento y, mutación de alelos en el conjunto duplicado de cromosomas (Solbrig *et al.* 1977). A este respecto, todas las especies de la sección Algarobia fueron reportadas como autoincompatibles (Solbrig & Cantino 1975), aunque varios autores (Keys & Smith 1994; Bessega *et al.* 2000; Saidman *et al.* 2000) estudiando especies pertenecientes a esta sección demostraron que aunque éstas son mayormente exógamas, pueden presentar autofecundación.

Por otra parte, Solbrig & Bawa (1975) atribuyen la baja variabilidad genética encontrada en algunas especies a la autoincompatibilidad parcial, al agotamiento genético tras reducción extrema de la población o la selección direccional extrema después de la expansión de la población. Se asume que muchas introducciones de especies de *Prosopis* han comenzado con sólo unas pocas semillas y por lo tanto una base genética baja y una rápida expansión refuerza esta baja variación (Pasicznik *et al.* 2001).

Dentro de la sección Algarobia, un gran número de híbridos de dos y hasta tres vías se han confirmado en Argentina (Palacios & Bravo 1981; Hunziker *et al.* 1986) y México (Almanza *et al.* 1992). Se ha demostrado que algunas especies reconocidas han surgido de hibridación, como *P. vinalillo* que es un híbrido estable entre *P. alba* var. *panta* y *P. ruscifolia* (Burkart 1976). A este respecto, Palacios & Brizuela (2005) señalan las combinaciones híbridas más frecuentes en la naturaleza, a saber:

- *P. affinis* x *P. alba*, Hunziker *et al.* 1977: 58.
- *P. affinis* x *P. nigra*, Naranjo *et al.* 1984.
- *P. affinis* x *P. ruscifolia*, Hunziker *et al.* 1977: 58.
- *P. alba* x *P. fiebrigii*, Palacios & Bravo, 1981.
- *P. alba* x *P. flexuosa*, Hunziker *et al.* 1975.
- *P. alba* x *P. hassleri*, Burkart 1976.
- *P. alba* x *P. nigra*, Hunziker *et al.* 1975: 257.
- *P. caldenia* x *P. flexuosa*, Hunziker *et al.* 1977: 59.
- *P. flexuosa* x *P. alpataco*, Saidman 1985.
- *P. flexuosa* x *P. nigra*, Hunziker *et al.* 1977: 58.
- *P. hassleri* x *P. alba*, Burkart 1976.
- *P. hassleri* x *P. fiebriggi*, Burkart 1976.
- *P. hassleri* x *P. nigra*, Palacios & Bravo 1981.
- *P. hassleri* x *P. fiebrigii* x *P. alba*, Palacios y Bravo 1981.
- *P. hassleri* x *P. ruscifolia*, Hunziker *et al.* 1975: 257.
- *P. nigra* x *P. ruscifolia*, Burghardt & Palacios 1984.

- *P. ruscifolia* x *P. alba*, Hunziker *et al.* 1975: 254.
- *P. ruscifolia* x *P. fiebriggi*, Hunziker *et al.* 1977.
- *P. ruscifolia* x *P. hassleri*, Morello *et al.* 1971.
- *P. ruscifolia* x *P. nigra*, Palacios & Bravo 1981.
- *P. ruscifolia* x *P. vinalillo*, Burkart 1940.

Donde hay poblaciones simpátricas, se observan enjambres híbridos con características intermedias que pueden ser utilizados para identificar las especies parentales (Palacios & Bravo 1981; Hunziker *et al.* 1986). Verga (2005b) estudiando especies de *Prosopis* del Chaco árido menciona que los individuos intermedios aparecen únicamente en aquellas poblaciones donde ambas especies puras se encuentran en contacto; que estos híbridos ocupan preponderantemente sitios degradados y también constata que poblaciones de las especies puras alejadas de las áreas de contacto presentan menor diversidad genética y que entre ellas no se observan grandes diferencias.

Dentro de las series de la sección Algarobia estudiadas, Ruscifoliae, Pallidae y Chilensis muestran signos de barreras a la hibridación (Naranjo *et al.* 1984; Hunziker *et al.* 1986; Saidman 1986, 1990); las mismas son clasificadas en factores pre-cigóticos y post-cigóticos (Palacios & Bravo 1981) y parecen variar entre combinaciones de especies.

En tal sentido, no se han observado barreras entre *P. glandulosa* y *P. laevigata* (Almanza *et al.* 1992) ni entre varias especies argentinas (Palacios & Bravo 1981; Saidman 1986; Hunziker *et al.* 1986), aunque existan aislamientos reproductivos previniendo la supervivencia de ciertos híbridos (Saidman 1990). La mayor frecuencia de híbridos de *P. alba* x *P. ruscifolia* en una zona simpátrica de *P. alba*, *P. nigra* y *P. ruscifolia* sugeriría que esas dos especies están más estrechamente relacionadas entre sí que a *P. nigra*, aunque fueran colocadas en diferentes series por Burkart (1976). Posteriormente, Hunziker *et al.* (1986) encontraron que los híbridos inter-series, con especies de la serie Ruscifoliae, Pallidae y Chilenses son más comunes que los híbridos intra-serie. Los resultados obtenidos por Catalano *et al.* (2008) sostienen la idea de una estrecha relación entre las series Chilenses, Pallidae y Ruscifoliae; muchas de estas especies formarían un singameon (Palacios & Bravo 1981; Saidman & Vilardi 1987; Saidman *et al.* 1998) pues presentan gran capacidad para hibridizar naturalmente, alta similitud morfológica y distribución geográfica parcialmene solapada. No obstante se sugiere que la formación híbrida no produce el flujo de genes entre estas especies por lo que la similitud genética entre éstas podría explicarse por su reciente

divergencia (< 4 millones de años) sin la necesidad de invocar la introgresión entre ellos (Catalano *et al.* 2008). Particularmente en la sección Algarobia las entidades involucradas en el singameon podrían ser consideradas especies verdaderas mantenidas por mecanismos cohesivos demográficos y/o ecológicos (Templeton 1989) en lugar de solamente mecanismos de cohesión genética (Saidman & Vilardi 1987; Saidman *et al.* 1998)

Solbrig *et al.* (1977) y Hunziker *et al.* (1975) postularon que la reorganización estructural de los cromosomas no habría sido importante en la especiación. Así parecería que la mutación -en lugar de reordenamientos cromosómicos- es responsable de la introducción de la variación genética en una población aislada, que luego se somete a la presión de selección nicho-dirigida (Pasicznik *et al.* 2001). De este modo, un gen mutado entra en la reserva genética de la población y depende del cruzamiento y selección mediada por el medio ambiente. En las poblaciones de *Prosopis*, el cruzamiento producirá descendencia conteniendo el nuevo material genético -suponiendo que no hay barreras de fertilidad-. Esta descendencia será preferentemente seleccionada si tiene las características que mejor se adaptan al nicho ambiental. La selección repetida incrementará la frecuencia de los nuevos genes en la población, forzada por retrocruzamiento e introgresión hasta que la población original se extinga (Rhymer & Simberloff 1996).

Este fenómeno de introgresión, donde una especie progresivamente va absorbiendo a la otra, fue reportado por Verga (2005a) al estudiar distintas poblaciones de *P. chilensis* y *P. flexuosa* en la región del Chaco árido. Se comprobó que la distancia genética entre los grupos diferenciados disminuía en una generación, producto del aumento en la frecuencia del grupo intermedio y que el flujo genético entre ambas especies era asimétrico ya que una de las especies es más fecunda sobre la otra que a la inversa.

Alternativamente, se crea una población con caracteres más adecuados para el medio ambiente y que luego se separa por barreras de aislamiento reproductivo. La especiación y la evolución se han producido, pero la estabilidad completa requiere la formación de algunas barreras de aislamiento reproductivo (Pasicznik *et al.* 2001). El proceso exacto de la hibridación, introgresión, la segregación y la estabilización (especiación) es especialmente complejo con muchas especies simpátricas de *Prosopis* en Argentina y México, con pocas barreras aparentes para la reproducción (Hunziker *et al.* 1986; Earl 1998).

Lo anteriormente expuesto destaca la alta similitud genética y cromosómica entre las distintas especies del género que permite la obtención de híbridos viables, reforzando la idea de que algunas especies del género están evolutivamente activas, y pone de manifiesto las dificultades que esto ocasiona en el tratamiento taxonómico y la filogenia del grupo (Hunziker *et al.* 1975; Burkart 1976; Gallindo 1986; Rzedowski 1988; Palacios 2006).

Agradecimientos

A la Secretaría General de Ciencia y Técnica - UNNE, a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica; al PNFOR 1104063 "Mejoramiento genético de especies forestales de alto valor" módulo "Parque Chaqueño" del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria y a los Ings. Agrs. Elsa Cabral, Ricardo Vanni y Marcia Sottile Sarnachiaro (FCA-UNNE).

Referencias

- Allen ON & Allen EK (1981) The Leguminosae: a source book for characteristics, uses, and nodulation. The University of Wisconsin Press, Madison. Pp. 806.
- Almanza S, Moya E, Wendt T & Cossio F (1992) Potencial de hibridación natural en el mezquite (*Prosopis laevigata* y *P. glandulosa* var. *torreyana*, Leguminosae) de la altiplanicie de San Luis Potosí. Acta Botánica Mexicana 20: 101-117.
- APG IV - Angiosperm Phylogeny Group (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical journal of the Linnean Society 181: 1-20.
- Barros S (2010) El género *Prosopis*, valioso recurso forestal de las zonas áridas y semiáridas de América, Asia y África. Ciencia e Investigación forestal 16: 91-127.
- Benthams G (1842) Notes on Mimoseae. Hooker Journal of Botany 4: 346-352.
- Bessegga C, Ferreyra L, Julio N, Montoya S, Saidman BO & Vilardi JC (2000) Mating system parameters in species of genus *Prosopis* (Leguminosae). Hereditas 132: 19-27.
- Bessegga C, Saidman BO & Vilardi JC (2005) Genetic relationships among American species of *Prosopis* (Leguminosae) based on enzyme markers. Genetics and Molecular Biology 28: 277-286.
- Bessegga C, Vilardi JC & Saidman BO (2006) Genetic relationships among American species of the genus *Prosopis* (Mimosoideae, Leguminosae) inferred from ITS sequences: evidence for long distance dispersal. Journal of Biogeography 33: 1905-1915.
- Bessey C (1915) The phylogenetic taxonomy of flowering plants. Annals of the Missouri Botanical Garden 2: 109-164.

- Burghardt A & Palacios R (1984) Variabilidad electroforética en cuatro especies de *Prosopis* (Leguminosae). XV Congreso Argentino de Genética (Corrientes). Resúmen 65.
- Burghardt A & Espert S (2007) Phylogeny of *Prosopis* (Leguminosae) as shown by morphological and biochemical evidence. Vol. 20. Australian Systematic Botany, Collingwood. Pp. 332-339.
- Burkart A (1940) Materiales para una monografía del Género *Prosopis*. Darwiniana 4: 57-28.
- Burkart A (1976) A monograph of the genus *Prosopis* (Leguminosae subfam. Mimosoideae). Vol. 3. Journal Arnold Arboretum 57: 3-4.
- Burkart A (1987) Leguminosae. In: Flora ilustrada de Entre Ríos (Argentina). Tomo III. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria. Ed. A. Burkart, Buenos Aires. Pp. 442-742.
- Burkart A & Simpson B (1977) The genus *Prosopis* and annotated key to the species of the world. In: Mesquite. Its biology in two Desert Scrub Ecosystems, Ed. B. Simpson, US/ IBP Synthesis Series 4. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Stroudsburg. Pp. 201-216.
- Catalano SA, Vilardi JC, Tosto D & Saidman BO (2008) Molecular phylogeny and diversification history of *Prosopis* (Fabaceae: Mimosoideae). Biological Journal of the Linnean Society 93: 621-640.
- Cherubini C (1954) Números de cromosomas de algunas especies del genero *Prosopis* (Leguminosae-Mimosoideae). Darwiniana 10: 637-643.
- Cronquist A (1981) An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. New York. 1262p.
- Darwin C (1872) The origin of species. John Murray, London. 374p.
- De Candolle AP (1825) Prodrromus Systematics Naturalis. Regni vegetabilis, pars 2. Trewttei & Würtz Eds. Paris. 644p.
- Earl P (1998) Evolution by hybrid replacement in *Prosopis* (Mimosoideae). In: First International Conference on Geospatial Information in Agriculture and Forestry. Vol. 1. Environmental Research Institute, Michigan, Ann Arbor. Pp. 494-501.
- Eichler AW (1875) Blüthendiagramme. W. Engelmann, Leipzig. 348p.
- Engler A (1892) Syllabus der Vorlesungen über specielle und medicinisch-pharmaceutische Botanik. Eine Uebersicht über das gesammte Pflanzensystem mit Berücksichtigung der Medicinal- und Nutzpflanzen. Gebrüder Borntraeger Verlag, Berlin. Pp. 143.
- Ferreya L, Vilardi J, Verga A, López V & Saidman B (2013) Genetic and morphometric markers are able to differentiate three morphotypes belonging to Section Algarobia of genus *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). Plant Systematics and Evolution 299: 1157-1173.
- Folliot F & Thames J (1983) Manual sobre la taxonomía de *Prosopis*, en México, Perú y Chile. FAO: 1-35.
- Gallindo A (1986) Hibridación natural en el mezquite (*Prosopis laevigata* y *P. glandulosa* var. *Torreyana*) de la altiplanicie de San Luis Potosí. M.Sc. Tesis. Centro de Botánica, Colegio de Posgraduados, Chapingo. 112p.
- Gómez Sosa E & Palacios R (1994). *Prosopis* L. In: Kiesling R (ed.) Flora de San Juan. Vol. 1. Ed. Vázquez Mazzini, Buenos Aires. Pp. 264-272.
- Harris P, Pasiecznik N, Smith S, Billington J & Ramirez L (2003) Differentiation of *Prosopis juliflora* (Sw.) DC and *P. pallida* (H & B ex Willd.) H.B.K. using foliar characters and ploidy. Forest Ecology & Management 180: 153-164.
- Hunziker J, Poggio L, Naranjo C, Palacios R & Andrada A (1975) Cytogenetics of some species and natural hybrids in *Prosopis* (Leguminosae). Canadian Journal of Cytology 17: 253-262.
- Hunziker J, Naranjo CA, Palacios RA & Poggio L (1977) Chromosomal cytology and hybridization. In: Simpson BB (ed.) Mesquite: its biology in two deserts ecosystems. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc., Stroudsburg, PA. Pp 56-59.
- Hunziker J, Saidman BO, Naranjo C, Palacios R, Poggio L & Burghardt A (1986) Hybridization and genetic variation of Argentine species of *Prosopis*. Forest Ecology and Management 16: 301-315.
- Hutchinson J (1973) The families of flowering plants arranged according to a new system based on their probable phylogeny. 3 ed. Clarendon Press, Oxford. 968p.
- Joseau MJ, Verga AR, Díaz MP & Julio NB (2013) Morphological diversity of populations of the genus *Prosopis* in the Semiárid Chaco of Northern Córdoba and Southern Santiago Del Estero. American Journal of Plant Sciences 4: 2092-2111. DOI: <http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2013.411261>
- Karlin U (1988) Argentina: diversidad de especies y ambientes. In: *Prosopis* en Argentina. Primer Taller Internacional sobre Recurso Genético y Conservación de Germoplasma en *Prosopis* (Documento Preliminar) 1: 1-14.
- Keys RN & Smith SE (1994) Mating system parameters and population genetic structure in pioneer populations of *Prosopis velutina* (Leguminosae). American Journal of Botany 81: 1013-1020.
- Killeen T, Beck S & Garcia E (1993) Guía de Árboles de Bolivia. Ed. Herbario Nacional de Bolivia & Missouri Botanical Garden, La Paz. 958p.
- Lavin M & Luckow M (1993) Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. American Journal of Botany 80: 1-14.
- Lawrence G (1951) Taxonomy of vascular plants. Macmillan Publishing Co., Inc., New York. 1722p.
- Leakey R & Last F (1980) Biology and potential of *Prosopis* species in arid environments with particular reference to *P. cineraria*. Journal of Arid Environment 3: 9-24.

- Manzanilla V & Bruneau A (2012) Phylogeny reconstruction in the Caesalpinieae grade (Leguminosae) based on duplicated copies of the sucrose synthase gene and plastid markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 149-162.
- Missouri Botanical Garden (2016) Disponible en <<http://www.tropicos.org/Name/40016475>>. Acceso en 25 septiembre 2016
- Morello J, Crudelli N & Saraceno M (1971) Los Vinalares de Formosa. INTA, Serie fitogeográfica n° 11, Buenos Aires. 111p.
- Naranjo C, Poggio L & Zeiger S (1984) Phenolchromatography, morphology and cytogenetics in 3 species and natural hybrids of *Prosopis* (leguminosae-mimosoideae). *Plant Systematics and Evolution* 144: 257-276.
- Palacios R (2006) Los Mezquites Mexicanos: biodiversidad y distribución geográfica. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 41: 99-121.
- Palacios R & Bravo L (1981) Hibridación natural en *Prosopis* (Leguminosae) en la Región Chaqueña Argentina. *Evidencias morfológicas y cromatográficas*. *Darwiniana* 23: 3-35.
- Palacios R & Brizuela M (2005) Fabaceae, parte 13. Subfam. II. Mimosoideae, parte 4. Tribu VI. Mimosaeae, parte B. *Prosopis* L. *In*: Anton AM & Zuloaga FO (eds.). *Flora Fanerogámica Argentina* 92: 3-25.
- Pasiecznik N, Felker P, Harris P, Harsh L, Cruz G, Tewari, J, Cadoret K & Maldonado L (2001). The *Prosopis juliflora* - *Prosopis pallida* Complex: a monograph. HDRA, Coventry. 172p.
- Pasiecznik N, Harris P & Smith S (2004) Identifying tropical *Prosopis* species: a field guide. HDRA, Coventry. 30p.
- Perry G (1998) *Prosopis*. *Flora of Australia* 12: 7-13.
- Poggio L, Espert S. & Fortunato R (2008) Citogenética evolutiva en leguminosas americanas. *Rodriguésia* 59: 423-433.
- Prantl K & Engler A (1897) Die Natürlichen Pflanzenfamilien, nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet von A. Engler und K. Prantl. Englemann, Leipzig. 502p.
- Prantl K & Engler A (1924) Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen. 2. verm. und verb. Aufl./W. Engelmann, Leipzig. 500p.
- Rhymer J & Simberloff D (1996) Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 83-109.
- Roig F (1993) Informe Nacional para la Selección de Germoplasma en Especies del Género *Prosopis* de la República Argentina., en IADIZA. Contribuciones Mendocinas a la Quinta Reunión Regional para América Latina y el Caribe de la Red de Forestación del CIID. Conservación y Mejoramiento de Especies del Género *Prosopis*. Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA)- Centro Regional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CRICYT)- Centro Internacional de Investigaciones para el Desarrollo (CIID), Mendoza. Pp. 1-36.
- Rzedowski J (1988) Análisis de la distribución geográfica del complejo *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae) en Norteamérica. *Acta Botánica Mexicana* 3: 7-19.
- Saidman BO (1985) Estudio de la variación alozímica en el género *Prosopis*. PhD thesis. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires. 231p.
- Saidman BO (1986) Isoenzymatic studies of alcohol dehydrogenase and glutamate oxalacetate transaminase in four South American species of *Prosopis* and their natural hybrids. *Silvae Genetica* 35: 3-10.
- Saidman BO & Vilardi JC (1987) Analysis of the genetic similarities among seven species of *Prosopis* (Leguminosae: Mimosoideae). *Theoretical and Applied Genetics* 1987: 109-116.
- Saidman BO (1990) Isozyme studies on hybrids swarms of *Prosopis caldenia* and sympatric species. *Silvae Genetica* 39: 5-8.
- Saidman BO, Vilardi JC, Pocovi MI & Acreche N (1996) Isozyme studies in Argentine species of the Section *Strombocarpa*, Genus *Prosopis* (Leguminosae). *Journal of Genetics* 75: 139-149.
- Saidman BO, Vilardi JC, Montoya S, Dieguez MJ & Hopp HE (1998) Molecular markers: a tool for the understanding of the relationships among species of *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). *In*: Puri S (ed.) *Tree improvement: applied research and technology transfer*. Science Publishers Inc., New Hampshire. Pp. 311-324.
- Saidman BO, Bessega C, Ferreyra L, Julio N & Vilardi JC (2000) Evolutive and poblational studies in the genus *Prosopis* using biochemical and molecular markers. *Multequina* 9: 81-93.
- Simpson BB (1977) Mesquite, its biology in two desert scrub ecosystems. Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg. 250p.
- Solbrig O & Bawa K (1975) Isozyme variation in species of *Prosopis* (Leguminosae). *Journal of the Arnold Arboretum* 56: 398-412.
- Solbrig O & Cantino P (1975) Reproductive adaptations in *Prosopis* (Leguminosae, Mimosoideae). *Journal of the Arnold Arboretum* 56: 185-210.
- Solbrig O, Bawa K, Carman N, Hunziker J, Naranjo J, Palacios R, Poggio L & Simpson B (1977) Patterns of variation. *In*: Simpson BB (ed.) *Mesquite: its biology in two desert ecosystems*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg. Pp. 44-60.
- Steibel J & Troiani H (1999) El género *Prosopis* (Leguminosae) en la provincia de La Pampa (República Argentina). *Revista Facultad de*

- Agronomía. Universidad Nacional de La Pampa 10: 25-48.
- Tapia Pastrana F, Mercado-Ruaro P & Monroy Ata A (1999) Cambios en la longitud cromosómica total en tres poblaciones de *Prosopis laevigata* (Fabaceae). Implicaciones genecológicas y evolutivas. Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 70: 13-28.
- Templeton AR (1989) The meaning of species and speciation: a genetic perspective. *In*: Otte D & Endler JA (eds.) Speciation and its consequences. Sinauer Associates Inc, Sunderland, Massachusetts. Pp. 3-27.
- Trenchard L, Harris P, Smith S & Pasiecznik N (2008) A review of ploidy in the genus *Prosopis* (Leguminosae). Botanical Journal of the Linnean Society 156: 425-438.
- Vega M & Hernandez P (2005) Molecular evidence for natural interspecific hybridization in *Prosopis*. Agroforestry Systems 64: 197-202.
- Verga A (2005a) La hibridación: proceso clave para la evolución de complejos de especies y determinantes para implementar estrategias de uso y conservación. BAG, Basic and Applied Genetics. Revista de la Sociedad Argentina de Genética. Actas del XXXIV Congreso Argentino de Genética. Pp. 130.
- Verga A (2005b) Recursos genéticos, mejoramiento y conservación de especies del género *Prosopis*. *In*: Norverto CA (ed.) Mejores árboles para más forestadores: el programa de producción de material de propagación mejorado y el mejoramiento genético en el Proyecto Forestal de Desarrollo Disponible en <http://64.76.123.202/new/0-0/forestacion/_archivos/_biblioteca/verga.pdf>. Acceso en 10 mayo 2015.
- Verga A, López Lauenstein D, López C, Navall M, Joseau J, Gómez C, Royo O, Degano W & Marcó M (2009) Caracterización morfológica de los algarrobos (*Prosopis* sp.) en las regiones fitogeográficas Chaqueña y Espinal norte de Argentina. Quebracho 17: 31-40.
- Walters D & Keil D (1996) Vascular plant taxonomy. 4th ed. Kendall/Hunt Pub. Co., Dubuque. 608p.

